Aus der Forschungsabteilung für Elektronenmikroskopie
der Freien Universität Berlin
Leiter: Professor Dr. med. W. Schwarz

Elektronenmikroskopische Untersuchungen an der glatten Muskulatur der Harnblase beim Frosch

Inaugural-Dissertation
zur
Erlangung der medizinischen Doktorwürde
an der
Medizinischen Fakultät der Freien Universität Berlin

vorgelegt von
Eva-Maria Kirchner
aus Mühlhausen

1963

Aus der Forschungsabteilung für Elektronenmikroskopie
der Freien Universität Berlin

Leiter: Professor Dr. med. W. S c h w a r z

Elektronenmikroskopische Untersuchungen an der glatten Muskulatur der Harnblase beim Frosch

INAUGURAL - DISSERTATION

zur

Erlangung der medizinischen Doktorwürde

an der

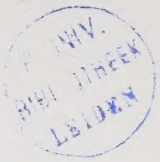
Medizinischen Fakultät der Freien Universität Berlin

vorgelegt von
Eva-Maria Kirchner
aus Mühlhausen

Dekan: Professor Dr. med. Bernhard S c h m i d t

Referent: Professor Dr. med. Willy S c h w a r z

Korreferent: Professor Dr. med Wilhelm M a ß h o f f



Gedruckt mit Genehmigung der Medizinischen Fakultät der Freien Universität Berlin

Promoviert am: 12. 9. 1963

Mein besonderer Dank für die Überlassung des Themas und für die Unterstützung bei der Anfertigung der Arbeit gilt Herrn Professor Dr. med. Willy Schwarz und allen Mitarbeitern der Forschungsabteilung für Elektronenmikroskopie.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41548012_0044

Einleitung

Eingehende lichtmikroskopische Beschreibungen der glatten Muskulatur wurden bereits vor 19oo gegeben. Im Mittelpunkt des Interesses stand damals die heute noch diskutierte Frage: Ist das glatte Muskelgewebe ein Syncytium und besitzt damit echte Zytoplasmabrücken, oder besteht es aus Zellindividuen, die nur miteinander in Kontakt stehen und dadurch ein Netzwerk bilden? Die Schwierigkeit, die Zellgrenzen lichtmikroskopisch exakt darzustellen, führte zur Aufstellung verschiedener Hypothesen. Eine Anzahl von Autoren: BARFURTH (1891), BOHEMANN (1894), BUSACHI (1888), DE BRUYNE (1895), FLEMMING (1891), HEIDENHAIN (1893), HEITZMANN (1883), KLECKI (1881), KULTSCHITZKY (1887), LEYDIG (1886), SCHULTZE (1864), TRIEPEL (1897) und WERNER (1894) sprachen sich dafür aus, dass benachbarte glatte Muskelzellen miteinander durch zytoplasmatische Brücken ihrer Seitenflächen in Verbindung stehen. Nach einer anderen Ansicht hängen die glatten Muskelzellen an ihren Enden zusammen (BENDA 19o2; Mc GILL 19o7; OLLENDORFF 1911; VERZAR 1887). Anastomosen zwischen den glatten Muskelzellen fanden in den folgenden Jahren AUNAP (1936) in der Magen- und Dünndarmwand der Katze, BOEKE (1932) im Ureter, FROBÖSE (1936) im Uterus des Kaninchens, KRAUCHER (1931) in der menschlichen Skrotalhaut und REVOUTSKAIA (1939) im Amnion des Hühnchens. STIEVE (1929, 1929a, 1932) bestätigte ihre Meinung nach eigenen Untersuchungen an der menschlichen schwangeren und nicht schwangeren Gebärmutter. Auch HÄGGQUIST (1931, 1956) sah die glatte Muskulatur als "eine einzige zusammenhängende Protoplasmamasse" an, in der er drei Zonen unterschied. Das "Endoplasma" enthält den Kern, das "Mesoplasma" die Fibrillen und das "Exoplasma" Präkollagen und Kollagen. Die erste klare Beschreibung des interstitiellen Bindegewebes stammt von SCHAFFER (1899), der auch wie LENHOSSEK (1899) jede Art von Plasmabrücken ablehnte.

Eine Zellmembran an den glatten Muskelzellen nimmt schon DE BRUYNE (1895) an, doch wurde sie erst von HEIDENHAIN (1901) eindeutig beschrieben. Spätere Forscher (MEIGS 1912; WALTER 1926) bestritten wieder ihr Vorhandensein. 1945 beschrieb ROSKIN das "Myolemma" als eine "überaus dünne Membran", welche die kontraktile Zone des Myons (Myon bei ROSKIN = glatte Muskelzelle und umgebendes zugehöriges Bindegewebe) von den Kollagennetzen abgrenze.

Eine Einigung über die Verhältnisse an den Zellgrenzen konnte also in der Lichtmikroskopie nicht erreicht werden. Die Klärung der Frage, ob das glatte Muskelgewebe syncytialer oder zellulärer Natur ist, hat nicht nur für die Morphologie Bedeutung. Das Verhalten der Zellen bei der Kontraktion und der Erregungsleitung muß im Zellverband und im Syncytium verschieden sein. Die Kontraktion der glatten Muskulatur kann auf zweierlei Weise hervorgerufen werden. 1. Die glatte Muskelzelle antwortet auf den Dehnungsreiz mit Kontraktion. Über den genauen Mechanismus dieses Geschehens bestehen bisher nur Vermutungen.
2. Die Erregung wird über das autonome periphere Nervensystem an die Muskelzellen herangetragen. Das Vorkommen von neuromuskulären Kontaktregionen gilt heute als gesichert (CAESAR, EDWARDS und RUSKA 1957). Das genaue Verhältnis der Zahl der Nervenendigungen und der Zahl der Muskelzellen ist aber nicht bekannt. Eine Relation 1:1 besteht nach bisherigen Erfahrungen nicht. STÖHR (1928) nimmt an, daß auf hundert Muskelfasern nur eine Nervenendigung kommt. Wenn man auch annehmen kann, daß bei der lichtmikroskopischen Beobachtung viele dieser Kontakte nicht erkannt werden, so muß die Weiterleitung der Aktionsströme von Muskelzelle zu Muskelzelle dennoch eine wesentliche Rolle spielen (BERGMANN 1958; BOZLER 1938, 1948; CAESAR 1957; EVANS et al. 1953; GUNN et al. 1914; LEWIS 1920; PROSSER 1955, 1956). Diese Auffassung wird von physiologischen Daten der glatten Muskulatur gestützt (BOZLER 1938, 1948).

Obwohl keine prinzipiellen Unterschiede zwischen glatter und quergestreifter Muskulatur bestehen, so sind doch bei der glatten Muskulatur alle Zeitabläufe viel langsamer (LANDOIS- ROSEMANN 1962). Humorale (Oestrus beim Uterus) und mechanische Einwirkungen (Dehnung bei Hohlorganen) beeinflussen außerdem das Membranpotential.

Über den Modus der interzellulären Erregungsausbreitung gibt es drei Vorstellungen. LEWIS (192o) und BERGMANN (1958) nehmen eine Leitung über hochdifferenzierte Strukturen der Zellwand an. PROSSER (1955, 1956) glaubt, daß sich die Muskelzellen übereinander schieben können. BOZLER, der für ein Syncytium eintritt, erklärt, daß hier die Protoplasmaanastomosen eine entscheidende Rolle spielen.
Ein morphologischer Beitrag zur Klärung dieser Frage konnte von der Lichtmikroskopie mit ihrem beschränkten Auflösungsvermögen (bis o,2 /u) nicht gegeben werden. Die Elektronenmikroskopie mit ihrem wesentlich höheren Auflösungsvermögen (bis zu lo Å) hat hier die aussichtsreichere Möglichkeit. Untersuchungen von BERGMANN (1958), CAESAR (1957), GANSLER (196o,1961,1961a), MARK (1956), SHOENBERG (1958) und THAEMERT (1958,1959) brachten wesentliche Fortschritte in der Erkennung der Feinstruktur der glatten Muskelzelle. Sie ist schmaler als die quergestreifte, hat eine geringere optische Schärfe der Fibrillenstruktur und einen zentral gelegenen Kern (MARK 1956). Außerdem hat sie im Gegensatz zur quergestreiften Muskulatur nur eine Art von Filamenten (HUXLEY 1959). An den beiden Kernpolen liegen kappenartig die Mitochondrien und die Bestandteile des endoplasmatischen Retikulums. Die Lamellen des Golgiapparates und die charakteristische Struktur des Zentriols vervollständigen die zytoplasmatischen Organellen.
GANSLER (196o,1961,1961a) gab eine eingehende Beschreibung der kontraktilen Substanz. Da sie die Myofilamente elektronenoptisch nicht immer gleich gut darstellen konnte, sah sie, wie auch FREY-WYSSLING (1955) und SZENT-GYÖRGY (1957),

die kontraktile Substanz nicht als eine konstante Struktur sondern als ein Gel an, dessen Viskosität von einer ATP-Aktivierung und der Kalium-Konzentration abhängig ist. WOHLFARTH-BOTTERMANN (1962) konnte in Protoplasmatropfen von Schleimpilzen erst nach ATP-Zusatz kontraktile Filamente zeigen, die elektronenoptisch den Myofilamenten gleichen.

Zur Frage der Nervenversorgung des glatten Muskelgewebes liegen Veröffentlichungen vor von BRETTSCHNEIDER (1959), CAESAR (1957, 1958), CRAVIOTO und MERKER (1961), DE HARVEN (1959), PALAY und PALADE (1955), ROBERTSON (1956) und RUSKA (1961). Nachdem die Vorstellung eines syncytialen Aufbaus des Vertebratenherzmuskels endgültig aufgegeben worden war (MOORE und RUSKA 1957), sprachen sich die meisten Autoren auch noch gegen Protoplasmaanastomosen in der glatten Muskulatur aus (CAESAR 1957, 1958, 196o; CAUSEY 1962; BERGMANN 1958; BENNINGHOFF 1952; GANSLER 196o, 1961, 1961a; SHOENBERG 1958). MARK (1956), der vereinzelt Zellen mit unvollständigen Grenzen fand, nimmt keine klare Stellung ein. Er hält ein "partielles Synytium" für möglich, glaubt aber, dabei präparatorische Artefakte nicht völlig ausschliessen zu können. Interzelluläre protoplasmatische Anastomosen, an denen Prozesse von Bildung und Rückbildung vorkommen, stellte THAEMERT (1958, 1959) dar. In diesen Zusammenhang gehören auch die Befunde von BERGMANN (1958) und ältere Beobachtungen von LEWIS (192o), die zwar keine protoplasmatische Kontinuität wohl aber hoch differenzierte Strukturen an bestimmten Stellen des Zytolemmas beschrieben. Auch CAESAR (1957) fand stellenweise Verdickungen der Zellmembran.

Aus den angeführten Untersuchungen geht hervor, dass es auch in der Elektronenmikroskopie bisher zu keiner eindeutigen Klärung der Verhältnisse an den Zellgrenzen kam. Da die glatte Muskulatur der Harnblase des Frosches bisher elektronenmikroskopisch noch nicht untersucht wurde, wohl aber das klassische Objekt war, an dem lichtmikroskopisch

der syncytiale Charakter der glatten Muskulatur dargestellt worden war, soll dieses Material untersucht werden, damit zu den einzelnen Anschauungen Stellung genommen werden kann.

Material und Methoden

Als Versuchstiere wurden männliche Frösche (Rana pipiens) mit einem Durchschnittsgewicht von 125g benutzt. Nach Dekapitierung und Ausbohrung des Rückenmarks wurde die Harnblase entnommen. Das Gewebe wurde in einer 1%-Osmiumsäurelösung (Veronalacetatpuffer ph 7,4 mit Zusatz von $CaCl_2$) bei 5 Grad Celsius fixiert. Einem Teil der Fixierung wurde Saccharose zugesetzt. Die Entwässerung erfolgte in aufsteigender Alkoholreihe (3o%iger, 35%iger, 5o%iger, 7o%iger, 96%iger Alkohol) bzw. in Aceton in aufsteigender Reihe (3o%iges, 5o%iges, 75%iges, 9o%iges Aceton). Zur Einbettung wurde ein vorpolymerisiertes Butyl- und Methylmethacrylatgemisch im Verhältnis 15 : 85 und Vestopal W verwandt. Die Schnitte wurden mit einem Porter-Blum-Mikrotom hergestellt und mit Uranylacetat und Bleihydroxyd (WATSON, KARNOVSKY) nachkontrastiert. Die elektronenmikroskopischen Aufnahmen wurden mit dem Siemens-Elmiskop bei einer Strahlspannung von 8okv und Blenden von 5o μ bzw. 2oo μ angefertigt.

Befunde

Die glatte Muskulatur in der Harnblase des Frosches besteht aus Muskelbündeln, die sich netzartig durchflechten. Zwischen diesen Bündeln liegt reichlich Bindegewebe. (Abb. 1) Jedes Muskelbündel setzt sich aus vielen annähernd parallel angeordneten Muskelzellen mit deutlich markierten Zellgrenzen zusammen. Die Muskelzelle hat im Längs- und Schrägschnitt (Abb. 2) eine ovale bis spindelförmige, im Querschnitt (Abb. 3) eine runde bis polygonale Gestalt. Häufig kann man an den Längsseiten und Enden der Zellen blasenartige Ausbuchtungen aufgereiht finden.
Der ovale Zellkern liegt zentral. Er enthält gleichmässig verteilte Granula von 100Å - 150Å Dicke einen 1 /u grossen Nucleolus, in dem die Granula dichter gepackt sind. Meistens zeigt der Kern an zwei bis drei Stellen Zytoplasmaeinstülpungen. Den Kern umgeben eine äussere und eine innere Membran, die beide 75Å dick sind und einen Spalt von 100Å - 125Å Breite zwischen sich fassen, der sich nur an einigen Stellen auf 250Å verbreitert. Die selten vorkommenden Kernporen haben einen Durchmesser von 500Å. An ihren Rändern gehen innere und äussere Kernmembranen deutlich ineinander über (Abb. 4).
Den Raum zwischen Zell- und Kernmembran nimmt das Myoplasma ein. Es besteht, wenn man von den gewöhnlichen Zellorganellen absieht, aus dem strukturlosen Sarkoplasma und den Myofilamenten, die sich als fädige, punkt- oder spindelförmige Verdichtungen darstellen. Die Filamente haben einen Durchmesser von 40Å - 60Å. Bei Einbettung in Methacrylat erscheinen sie homogener als bei Vestopaleinbettung. Die Filamentkonzentration ist in den einzelnen Zellen verschieden. Es gibt Muskelzellen, die ein lockeres Filamentnetzwerk zeigen. In anderen Zellen liegen die Filamente dichter und verlaufen annähernd parallel zur Längsachse der Zelle. Man kann dunklere Zonen mit dichter gepackten Filamenten von helleren, filamentärmeren Bezirken unterscheiden. Vereinzelt kann man erkennen, dass Filamentgruppen von der Hauptrichtung abweichen und Wirbel

bilden. Im extremen Fall kommt es zur Ausbildung mehrerer hintereinander liegender Schleifen (Abb. 4, 8b, 1o). Bestandteile des endoplasmatischen Reticulums (ER) sind nur spärlich vorhanden. Sie finden sich vor allem in unmittelbarer Nähe des Kernes und der Zellgrenzen (Abb 4a). Die Membranen des ER sind 6oÅ - 7oÅ breit und umgeben kurze gedrungene Hohlräume oder bilden schmale und langgestreckte 15oÅ - 4ooÅ breite Säcke. Die meisten Membranen haben eine glatte Oberfläche (glattes ER) und nur wenige besitzen zur Zytoplasmaseite hin einen Besatz aus RNS-Granula (ergastoplasmatisches ER). Freie, von Membranen unabhängige, 15oÅ breite RNS-Granula oder Ribosomen sind besonders im Perikaryon und im peripheren Zytoplasma angehäuft. Der Inhalt des endoplasmatischen Reticulums besteht aus einer homogenen bis feinfädigen Substanz. Zwischen den Myofilamenten treten nur vereinzelt Membranprofile auf. Eine Zuordnung des endoplasmatischen Reticulums zu Filamentgruppierungen lässt sich nicht feststellen.
Alle glatten Muskelzellen sind deutlich gegen den Extrazellularraum, bzw. die Nachbarzellen, durch ein "Sarkolemma" abgegrenzt. Dieses besteht aus einer 7oÅ - 1ooÅ breiten osmiophilen Membran, der eigentlichen Zellmembran oder Plasmamembran. Ihr liegt stets zum interzellulären Raum hin eine weitere 1ooÅ - 25oÅ breite Schicht, die Basalmembran, auf. Die Basalmembran erscheint bei Methacrylateinbettung homogener (Abb. 6), d. h. aus feineren Filamenten zusammengesetzt als bei Einbettung in Vestopal. Plasma- und Basalmembran sind an manchen Stellen durch einen Zwischenraum von 9oÅ - 12oÅ voneinander getrennt (Abb. 9a).

In allen glatten Muskelzellen liegen feine Bläschen, die mit der Plasmamembran verbunden sind und einen Durchmesser von 3om/u - 7om/u haben. Ihre zum Interzellularraum hin gelegene Öffnung macht es wahrscheinlich, dass sie durch Einstülpung der Plasmamembran entstanden sind. Sie gleichen den als pinocytotischen Vesiceln beschriebenen Strukturen der Endothelzellen. Die Bläschen liegen meistens in Reihen

zu mehreren nebeneinander. In ihrer Nachbarschaft zum Zytoplasma hin findet man Haufen ähnlicher Vesicel, die vollständig von einer 50Å - 70Å breiten Membran umgeben sind. Sie haben oft einen grösseren Durchmesser als die zellgrenznahen Bläschen. Die Bläschenhohlräume sind entweder optisch leer oder mit einem homogenen bis granulären Material gefüllt. Grössere Ansammlungen von Vesiceln sind fast immer mit Mitochondrien und Bestandteilen des endoplasmatischen Reticulums vergesellschaftet.
Der Golgi-Apparat liegt einem Kernpol an und hat eine Ausdehnung von 1 µ (Abb. 4b). Zahlreiche Bläschen und Tubuli mit einem Durchmesser von 200Å - 1500Å, die in Gruppen angeordnet sind, liegen in dieser Zone. Ihre Membranen weisen keinen Besatz mit RNS-Granula auf. Die kleinsten Bläschen haben oft einen dichten amorphen Inhalt. Ein Zentriol konnte nicht gefunden werden.
Die Mitochondrien der glatten Muskelzellen erscheinen je nach Schnittrichtung rund bis oval und haben eine Länge von 0,2 µ - 0,8 µ. Sie werden von einer Aussen- und einer Innenmembran umgeben, deren Dicke je 40Å beträgt. Von der Innenmembran werden die typischen und nahezu regelmässig angeordneten Cristae gebildet. Die Mitochondrien liegen überall im Zytoplasma. Grössere Ansammlungen treten nur in der Nähe der Zellgrenzen auf. Gestreckte Ketten schmaler Mitochondrien findet man in unmittelbarer Nachbarschaft der Kernpole neben der Golgizone und dem endoplasmatischen Reticulum (Abb. 4a).
Besonders charakteristisch für die untersuchten glatten Muskelzellen ist der Aufbau der schon erwähnten grossen runden bis ovalen Zellwandausstülpungen. Sie werden wie die übrige Zelle von Plasma- und Basalmembran umgeben. Das Zytoplasma zeichnet sich hier durch eine besondere Armut an Myofilamenten aus und erscheint deshalb heller als das Zytoplasma in den zentraleren Zellbezirken, wo die Myofilamente dichter gepackt liegen (Abb. 5). Eine Anhäufung von Vesiceln und Mitochondrien ist in diesen

Zellknospen vorhanden (Abb. 6). Die Basis der Zellausläufer ist oft durch eine lockere Kette von Bläschen gegenüber dem übrigen Zellplasma markiert. Werden solche Zellknospen von tiefer gelegenen Zellen flach angeschnitten, so erscheinen sie als isolierte und verschieden grosse, runde Plasmastücke zwischen den Zellen (Abb. 2a, 2b).

Die Zellabstände schwanken sehr innerhalb eines Muskelbündels. Ein wechselndes Bild bieten vor allem solche Zellen, die mit Zellknospen besetzt sind. Diese Knospen benachbarter Zellen liegen eng aneinander. Zwischen den weiter zurückliegenden Zellteilen befinden sich breitere Interzellularräume (Abb. 6, 7a). Einheitlicher ist das Aussehen vorwiegend glattwandiger Zellgruppen. Sehr breite Zellabstände finden sich hier nur im Bereich der wenigen vorhandenen Zellausstülpungen oder dort, wo periphere Nervenendigungen an die glatten Muskelzellen herantreten (Abb. 1). Am besten lassen sich die Grenzverhältnisse zwischen den Muskelzellen dort studieren, wo völlig glattwandige Zellen auf eine grössere Strecke parallel nebeneinander liegen (Abb. 8a, 8b). Auch hier findet man keinen Interzellularraum, der überall gleich breit ist. An den engsten Stellen ist der Interzellularraum 7oÅ - 2ooÅ breit. Er kann sich aber schon nach einer kurzen Strecke auf eine Ausdehnung von 7ooÅ - 15ooÅ erweitern. Ein mehrfacher Wechsel breiterer und schmalerer Zonen in den Abständen zweier Zellen ist die Regel. Die grösste Länge nehmen die 2ooÅ - 5ooÅ breiten Zellabstände ein. Die schmaleren 7oÅ - 1ooÅ weiten Interzellularräume erscheinen leer, während die Zwischenräume mittlerer Breite filamentöses Material enthalten. In den sehr weiten Interzellularräumen sind die fädigen Elemente lockerer gepackt und können in elektronenoptisch leere Zonen übergehen. Kollagene Fibrillen kommen im allgemeinen zwischen den Zellen eines Muskelbündels nicht vor. Man kann sie nur in Interzellularräumen mit 4oooÅ - 5oooÅ Breite

finden. Stets aber sind die zusammengesetzten Muskelbündel durch breite Lagen kollagener Fibrillen voneinander getrennt (Abb. 9a, 9b).

Als intrazelluläre Strukturen, die zur Zellmembran in Beziehung stehen, wurden schon die Ansammlungen pinocytotischer Bläschen genannt. Übersichtsaufnahmen mit mehreren Muskelzellen zeigen, dass in fast allen Muskelzellen ein gruppenförmiger Bläschenbesatz entlang der Zellgrenzen im Abstand von o,5 µ - 1 µ vorhanden ist. Die benachbarte Zelle zeigt in gleicher Höhe ebenfalls Bläschen- und Mitochondrienansammlungen. Der interzelluläre Spalt ist in diesen Bereichen nur 100Å - 500Å breit. Alternierend mit diesen bläschenreichen Zonen an der Zellmembran findet man Abschnitte, in denen das Zytoplasma Verdichtungen an den Zellmembranen aufweist (Abb. 10). Dicht gepackte Myofilamente scheinen hier in die Zellmembran einzustrahlen. Auch das interzelluläre Material ist in diesen Bezirken dichter, zeigt aber keine besonderen Strukturen, so dass diese Zellteile nicht als typische Desmosomen anzusprechen sind (Abb. 7b, 8a). Niemals kann man in diesen Bereichen einen Austritt von Myofilamenten in den Interzellularraum oder einen Übertritt in benachbarte Zellen beobachten. Ebensowenig konnten in diesen Gebieten der Zellkontakte eine protoplasmatische Kontinuität zwischen zwei Muskelzellen oder gar spezielle interzelluläre Brücken nachgewiesen werden.

Zwischen den Muskelzellen eines Muskelbündels verlaufen marklose Nervenfasern. Man findet jedoch nur bei einem Teil der Muskelzellen Kontakte mit diesen Nerven. Die Nervenelemente bestehen aus Achsenzylindern, die mehr oder weniger vollständig von den Zytoplasmaausläufern der Deckzellen oder sog. Lemnoblasten umhüllt werden (Abb. 1, 11a, 11b). Die Achsenzylinder sind von einer Plasmamembran umgeben und enthalten Mitochondrien, Strukturen des endoplasmatischen Reticulums, zahlreiche Bläschen mit einem

Durchmesser von 30m/u - 35m/u und die 60Å - 80Å dicken Neurofilamente. Die SCHWANNschen Zellen besitzen einen 5/u - 7/u grossen Kern, reichlich Mitochondrien und Membranen des endoplasmatischen Reticulums. Das ER hat einen Besatz mit Paladegranula. Der Achsenzylinder ist so in den Lemnoblasten eingestülpt, dass im Lemnoblasten die Zellmembran den Achsenzylinder umgibt und in Form einer Duplikatur zur Zelloberfläche steigt, um hier in die Zellmembran überzugehen. Diese Duplikatur (Meso) wird als Mesaxon bezeichnet. In einem Lemnoblasten sind meistens mehrere Axone zu finden. Gemeinsam um Axone und SCHWANNsche Zelle verläuft eine etwa 300Å breite Basalmembran. Die Axone können entweder tief in das Zellinnere eingestülpt oder oberflächlich liegen. Im letzten Falle grenzen die Axone mit ihrer Plasmamembran, ohne vom Zytoplasma des Lemnoblasten bedeckt zu sein, an die gemeinsame Basalmembran. Diese oberflächlich liegenden Axone können in sehr engen Kontakt mit benachbarten glatten Muskelzellen treten. Dann liegen Muskelzellmembran und Zellmembran des Axons dicht nebeneinander. Das Plasma der Axone zeichnet sich hier durch grossen Bläschenreichtum aus. Auffallend ist die Häufung von Bläschen und Mitochondrien an diesen Kontaktflächen zwischen den Achsenzylindern markloser Nervenfasern und glatten Muskelzellen, sowohl im Plasma der Achsenzylinder als auch im Plasma der glatten Muskelzellen (Abb. 11a).

D i s k u s s i o n

1.) Die einzelne glatte Muskelzelle

2.) Morphologie des peripheren Zytoplasmas

a) Haftflächen
b) Bläschen
c) Zellausstülpungen

3.) Beziehungen zwischen benachbarten Muskelzellen

a) Protoplasma-Anastomosen
b) Mechanische Kontakte

4.) Axon-Muskelkontakte

1.) Die einzelne glatte Muskelzelle

Die glatte Muskelzelle besitzt eine ovale bis spindelige Form, der Zellfortsätze fehlen. Typisch sind weiterhin die ca. 4oÅ breiten, meistens regellos angeordneten Myofilamente und eine Basalmembran, die jede Zelle umgibt. Die Myofilamente liegen zwischen Kern und Zellmembran. Nur der Raum in unmittelbarer Nähe des Kerns und der Zellmembran ist frei von Myofilamenten. Er enthält die anderen Zellorganellen. Kern, endoplasmatisches Reticulum, Golgi-Apparat und Mitochondrien findet man nicht in jedem Schnitt, da bei einer Schnittdicke von 2ooÅ - 5ooÅ eine einzige Zelle in sehr viele Schnitte zerlegt wird. Die in unseren Bildern dargestellten Zellorganellen stimmen mit den Befunden früherer elektronenmikroskopischer Untersuchungen (BERGMANN 1958; CAESAR 1957, 1958, 196o; CAUSEY 1962; GANSLER 196o, 1961, 1961a; MARK 1956; THAEMERT 1958; SHOENBERG 1958) über den Aufbau der glatten Muskelzelle im wesentlichen überein.

Phasenkontrastmikroskopische und elektronenmikroskopische Untersuchungen über die Struktur der Myofilamente und ihre Zuordnung zu bestimmten Kontraktionszuständen wurden von HEDI GANSLER (196o, 1961, 1961a) durchgeführt, die mit isolierter, vom Bindegewebe befreiter glatter Muskulatur arbeitete, die vor bzw. während der Fixierung verschieden stark belastet wurde. Sie fand in gedehnten Streifen helle, dicht nebeneinander liegende Zellen mit glatter Oberfläche, in verkürzten Streifen hingegen dunkle, weit auseinander liegende Zellen mit unregelmässig gefalteten Konturen. Eine Mittelstellung zwischen beiden Formen nehmen amöboid verzahnte Zellen mit runden Ausläufern ein. Die dunklen Zellen zeichnen sich durch grossen Filamentreichtum aus, in den hellen Zellen ist die Zahl der Filamente im Protoplasma vermindert. GANSLER ist wie auch SZENT-GYÖRGY (1956) der Meinung, dass es erst während der Kontraktion zur Bildung übermolekularer Aggregate (Filamente) komme, während in den erschlafften Zellen die kontraktile Substanz molekular gelöst vorliegen soll. Wir

versuchten ebenfalls, die verschiedenen Funktionszustände der glatten Muskulatur zu erfassen, indem wir einmal Gewebe aus einer entleerten Harnblase eines Frosches entnahmen und zum anderen aus einer in situ mit dem Fixierungsmittel prall gedehnten Blase. In den gedehnt sowie ungedehnt fixierten Harnblasen fanden wir sowohl glattwandige, parallel nebeneinander liegende Zellen als auch Zellen mit geschlängelter Oberfläche und breiten Abständen und auch Zellen mit grossen runden Wandausstülpungen. Es wurde auch kein deutlicher Unterschied in der Filamentdichte gefunden. Das mag zum Teil daran liegen, dass die mechanische Dehnung bei einer netz- bzw. scherengitterartigen Anordnung der Muskelzellen wie in der Harnblase zu einer geringeren Dehnung des Einzelbündels führt als bei einem kompakt aufgebauten Muskelstreifen. Auch muss berücksichtigt werden, dass es bei der Fixierung mit Osmiumsäure immer zu einer Zellkontraktion kommt (CAESAR, EDWARDS, RUSKA 1957). Es ist unwahrscheinlich, dass die Wirkung der Osmiumsäure durch gleichzeitige oder vorangehende mechanische Dehnung aufzuheben ist, zumal es sich dabei sicher nicht um eine echte Kontraktion wie in der lebenden Zelle handelt. Die Art und das Ausmass der Strukturveränderungen durch diesen spezifischen Artefakt ist nicht bekannt. Die Schlängelung der Zellmembranen ist wahrscheinlich nicht allein ein Zeichen der Kontraktion sondern wird von einigen Autoren (POCHE 1958; ROLLHÄUSER 1958) auch als Ausdruck fester Verzahnung nebeneinander liegender Zellen betrachtet. Im Gegensatz zur quergestreiften Muskulatur bietet die glatte Muskulatur auch keine Möglichkeit, aus der Filamentanordnung den Kontraktionszustand abzulesen. Bevor nicht Fixierungsmethoden angewandt werden können, die eine unspezifische Kontraktion vermeiden, halten wir es für unmöglich, die Feinstruktur der kontrahierten und der erschlafften Muskelzelle miteinander zu vergleichen.

2.) Morphologie des peripheren Zytoplasmas

a) Haftpunkte

Die gegenüberliegenden Zellmembranen benachbarter glatter Muskelzellen zeigen einige typische Strukturelemente. Wie in zahlreichen anderen epithelialen und mesenchymalen Geweben findet man an benachbarten Membranen lokale korrespondierende Verdickungen. Dicht gepackte Filamente, die den binnenzelligen Myofilamenten gleichen, strahlen hier in die Zellmembran ein. Der Interzellularraum ist in diesen Bezirken nur 300Å - 500Å breit und enthält ein elektronenoptisch dichtes Material, das von einer Basalmembran nicht zu unterscheiden ist. Es handelt sich hierbei um die Bereiche, die in lichtmikroskopischen Untersuchungen als Zonen des Myofilamentübertritts von einer Zelle in die andere beschrieben wurden (AUNAP 1936; Mc GILL 1907). Dieser syncytiale Bau der glatten Muskulatur wurde durch die elektronenmikroskopischen Darstellungen widerlegt; Klarheit über die Funktion der Zellwandverdickungen konnte aber noch nicht erreicht werden. Sie ähneln in ihrem Aufbau den Haftpunkten oder Desmosomen, die von FAWCETT 1958 in der Haut beschrieben wurden. Es fehlt ihnen aber die typische Organisation mit der umschriebenen Verbreiterung des Interzellularspalts und den darin parallel zueinander verlaufenden Längslinien. Doch sind die umschriebenen Wandverdickungen der glatten Muskelzellen den echten Desmosomen so ähnlich, dass man sie als einfacher gebaute und weniger differenzierte Haftpunkte deuten kann. CAESAR hingegen nannte die korrespondierenden Zellmembranverdickungen Ephapsen und schrieb ihnen eine Rolle bei der Erregungsübertragung von Muskelzelle zu Muskelzelle zu. Die Verdickung der Muskelzellwand entspräche hier der Verdichtung einer synapsenähnlichen Membran. CAESAR hält sie auch für keine feststehenden Zellbestandteile, sondern glaubt, dass je nach Funktionszustand der Muskulatur an wechselnden Stellen der Zellmembran auftreten können.

b) Bläschen

Ein weiteres charakteristisches Merkmal glatter Muskelzellen sind Ansammlungen 3om/u - 7om/u breiter Bläschen, die sich in unmittelbarer Nachbarschaft der Zellgrenzen befinden. Jedes Bläschen wird von einer 5oÅ - 7oÅ breiten Membran umgeben. Sie wurden von zahlreichen Autoren bereits beschrieben (CAESAR 1957, 1958, 196o; GANSLER 196o, 1961, 1961a; MOORE und RUSKA 1957; SHOENBERG 1958) und verschieden gedeutet. CAESAR sieht in ihnen die Träger der Pinocytose, d. h. der Flüssigkeitsaufnahme der Zelle für ihren eigenen Bedarf. Damit soll die schlechte Versorgung des glatten Muskelgewebes mit Kapillaren ausgeglichen werden. MOORE und RUSKA beobachteten die Bläschen sowohl in glatten Muskelzellen als auch in den Kapillarendothelien des Herzens und schrieben ihnen eine Bedeutung für die Zytopempsis, d. h. den Stofftransport durch die Zelle zu. Durch Einstülpung der Plasmamembran entstehen Bläschen, diese durchqueren die Zelle, verbinden sich mit der gegenüber liegenden Plasmamembran und geben ihren Inhalt wieder in den extrazellulären Raum ab. Vor allem erscheint uns die letzte Hypothese fraglich, weil die Bläschen nur in der Nähe der Zellmembran und nicht im Zellinneren vorkommen (siehe auch FAWCETT 1959). DE ROBERTIS und BENNETT beschrieben 1961 als konstante und wichtigste Komponente einer Synapse die "synaptischen Bläschen". Es ist nach den bisherigen Beobachtungen wahrscheinlich, dass sie Träger des Acetylcholins sind. Ihre Trennung von anderen subzellulären Bestandteilen des Nervengewebes durch Fraktionierung ist aber noch nicht gelungen (WHITTAKER 196o). Solche Bläschen finden sich fast nur auf der präsynaptischen Seite und geben auf diese Weise der synaptischen Region eine Asymmetrie, die der polarisierten Tätigkeit zu entsprechen scheint. Die präsynaptischen Formationen der verschiedenen Synapsen ähneln einander. Ihr Aufbau ist nicht organspezifisch wohl aber typisch für die Funktion.

In Grösse, Anordnung und Aufbau gleichen die in den glatten Muskelzellen gefundenen Bläschen den synaptischen Vesiceln. Beide werden von Mitochondrien und Bestandteilen des endoplasmatischen Reticulums umlagert. Auch die Breite des Interzellularraums entspricht in diesen Bereichen ungefähr der eines synaptischen Spalts, also 150Å - 200Å. Die Basalmembran fehlt hier häufig. Jedoch im Gegensatz zur Synapse mit ihrer polaren Anordnung findet man bei den glatten Muskelzellen oftmals auf beiden Seiten benachbarter Zellen solche Bläschenansammlungen. Es liegt nahe, diesen Bezirken Bedeutung für die Erregungsausbreitung von Zelle zu Zelle zuzuschreiben. Die Ausbildung zweier präsynaptischer Formationen spricht für das Fehlen einer Polarität, ergäbe also die Möglichkeit der Erregungsausbreitung in beiden Richtungen und damit eine Erklärung für das syncytiale Verhalten der glatten Muskulatur der Harnblase.

c) Zellausstülpungen

Neben nahezu glattwandigen Muskelzellen, in denen bläschenreiche Gebiete mit Verdichtungszonen regelmässig abwechseln, findet man Zellen mit runden bis ovalen Ausstülpungen der Wand (CAESAR 1957, 1958, 1960; GANSLER 1960, 1961, 1961a). Mehrere hintereinander liegende Ausstülpungen werden stets von Bezirken mit verdichteter Zellmembran voneinander getrennt. In kleineren Ausstülpungen findet man zahlreiche Bläschen. In grossen Ausbuchtungen hingegen treten sie nur noch ganz vereinzelt auf. Es ist deshalb möglich, dass sich die Wandausbuchtungen durch Verschmelzen von Bläschen mit der Zellmembran und der damit verbundenen Oberflächenvergrösserung gebildet haben (WOLFF 1962). Die durch Erregung bedingte Permeabilitätsänderung einer Membran geht nicht nur mit Ionenwanderung sondern auch mit Flüssigkeitsverschiebungen einher. Wassereinstrom in die Zelle könnte dazu führen, dass die Bläschengruppen in die Zellwand mit einbezogen werden und so die Zelloberfläche vergrössern.

So könnten die Zellwandausstülpungen eine hypothetische Beziehung zur Membranerregung und Erregungsübertragung besitzen. Auch GANSLER beschrieb Muskelzellen mit Wandausstülpungen und räumte ihnen eine Mittelstellung zwischen erschlafften und kontrahierten Zellen ein. Sie hält es für möglich, dass solche Ausstülpungen der Kontraktion vorausgehen und während der Kontraktion abgeschnürt und in den Extrazellularraum abgegeben werden. Diese Möglichkeit leitet sie aus dem Befund ab, dass im Extrazellularraum runde plasmahaltige Gebilde zu beobachten sind. Diese können aber auch Anschnitte der genannten Ausstülpungen sein, die Abtrennung von der Zelle vortäuschen. Da Erregung und Kontraktion unmittelbar miteinander verbunden sind, bleibt es offen, welcher von beiden Vorgängen die Ursache für die zahlreichen Wandvorbuckelungen ist. Wir möchten annehmen, dass die bläschenreichen Zonen und die variablen Strukturen der Zellausstülpungen in Beziehung zur Erregungsausbreitung stehen. Der Meinung CAESARs können wir uns nicht anschliessen, da der Unterschied zwischen den Verdichtungszonen an der Zellmembran der glatten Muskelzellen und den bekannten Erregungsübertragungsstrukturen zu gross ist. Wir betrachten diese Verdichtungszonen deshalb als Haftflächen.

3.) Beziehungen zwischen benachbarten Muskelzellen

a) Protoplasma-Anastomosen

Es liegen zahlreiche physiologische Untersuchungen über den Ablauf von Erregung und Kontraktion im glatten Muskelgewebe vor. Alle Beobachtungen zeigen, dass die glatte Muskulatur der Hohlorgane anders als die Skelett- oder Gefässmuskulatur reagiert. Diese glatten Muskelzellen werden nämlich nicht einzeln und unabhängig voneinander erregt wie das bei den quergestreiften Muskelzellen der Fall ist sondern die Erregung breitet sich von Zelle zu Zelle aus wie bei der Herzmuskulatur. Hieraus ergibt sich die

Frage nach dem Übertragungsort zwischen verschiedenen Zellen. Man nahm lange Zeit den lichtmikroskopischen und physiologischen Befunden entsprechend an, dass das glatte Muskelgewebe ein Syncytium sei. Die elektronenmikroskopischen Befunde sprechen gegen einen syncytialen Aufbau der glatten Muskulatur. Alle Zellen sind vollständig von einer Zellmembran umgeben. MARK (1956) stellte einige Zellen mit Defekten in der Zellmembran dar, gab aber zu, dass er damit noch keine syncytialen Zusammenhänge nachgewiesen habe. Nur THAEMERT zeigte in zwei Veröffentlichungen (1958, 1959) Protoplasma-Anastomosen zwischen glatten Muskelzellen. Seine interzellulären Brücken sind o,1/u - o,7/u breit, ihr Protoplasma enthält oft Bläschen mit einem Durchmesser von 5om/u. Deshalb möchten wir annehmen, dass es sich hierbei um Anschnitte von Zellwandausstülpungen handelt. Die Basis einer Wandausstülpung erweckt nämlich den Eindruck einer Protoplasmabrücke, wenn die ausgestülpte Zellmembran schräg angeschnitten und deshalb undeutlich ist. Wir konnten wie andere Untersucher in unseren Bildern keine Protoplasmakontinuität zwischen den glatten Muskelzellen finden.

1958 untersuchte BERGMANN glatte Muskelzellen aus dem Ureter. Er fand keine Protoplasma-Anastomosen wohl aber hoch differenzierte interzelluläre Strukturen. Benachbarte Zellen schieben schmale Ausläufer gegeneinander vor, die aber durch eine Membran voneinander getrennt bleiben. BERGMANN lehnte die Meinung BOZLERs (1938, 1948) der für eine syncytiale Erregungsübertragung eintritt, und PROSSERs (1955, 1956), der annimmt, dass sich während der Erregungsübertragung glatte Muskelzellen übereinanderschieben, ab. Er prägte den Begriff vom "funktionellen Syncytium". Die von ihm beschriebenen interzellulären Strukturen dienen seiner Meinung nach der Passage von Aktionsströmen. Ähnliche Befunde wie BERGMANN veröffentlichte auch RICHARDSON (1959). Wir konnten die interzellulären Brücken BERGMANNs in der Harnblase nicht dar-

stellen, was vielleicht auf Organunterschieden beruht. Der Gedanke, dass es keinen syncytialen Zusammenhang wohl aber bestimmte morphologische Strukturen für die Erregungsübertragung gibt, wurde auch von CAESAR diskutiert, der den Zellwandverdickungen eine Bedeutung für die Übertragung von Zelle zu Zelle zusprach und sie in Anlehnung an PROSSER (1955) Ephapsen nannte. Wir betrachten die in unseren Bildern dargestellten bläschenreichen Zonen als die Gebiete der Erregungsübertragung. Die Kombination von Bläschen, Mitochondrien und Bestandteilen des endoplasmatischen Reticulums, das Fehlen der Basalmembran an diesen Stellen und der 100Å - 150Å breite Interzellularspalt schaffen eine Ähnlichkeit zur echten Synapse.

b) Mechanische Kontakte

Nicht nur für die Erregungsübertragung sondern auch für die mechanische Belastbarkeit der Muskelzellen in der Harnblase ist die Art der Bindung der Zellen untereinander von Bedeutung. Die Muskulatur bildet in der Harnblase des Frosches keine kompakte Wand sondern ein zartes Netz, das sich aus Muskelbündeln zusammensetzt, die jeweils aus wenigen glatten Muskelzellen bestehen. Die Muskelbündel sind von Bindegewebe umgeben. Innerhalb eines Bündels findet man zwischen den einzelnen Zellen Seit-zu-Seit und End-zu-End Kontakte. Jede glatte Muskelzelle wird gegen das Bindegewebe und auch fast ganz zur Nachbarzelle hin von einer Basalmembran umgeben. An Stellen, an denen die Bündel untereinander in Berührung kommen, findet man auch Seit-zu-End Kontakte der Zellen. Das Vorkommen kollagener Fasern und Fibrozyten zwischen benachbarten Zellen innerhalb eines Bündels wurde von CAESAR (1957, 1958, 1960), MARK (1956), GANSLER (1960, 1961) beschrieben. Wir fanden jedoch kollagenes Bindegewebe nur in der Umgebung der äusseren Zellen eines Bündels. Die kollagenen Fibrillen laufen hier bis an die Grenze der Basalmembran der Aussen-

zellen und scheinen mit ihr fest verbunden. Ein Einstrahlen des Kollagens in die Basalmembran selbst konnten wir aber auch bei hohen Vergrösserungen nicht feststellen. Die oben genannten Befunde möchten wir deshalb als Flachschnitte durch die Oberfläche von Muskelbündeln deuten. Eingehende Untersuchungen über Aufbau und Verbreitung der Basalmembran wurden von PEASE (1960) durchgeführt. Unsere Befunde stimmen im wesentlichen mit seinen Beschreibungen überein. PEASE betont, dass die Basalmembran besonders für dünnwandige, mechanisch stark belastete Organe von Bedeutung sei. Sie ist sowohl die Bindungsschicht zwischen den benachbarten Muskelzellen eines Bündels als auch zwischen den randständigen Zellen und dem Bindegewebe. Der Autor bezeichnet die Basalmembran als ein "Mikroskelett", das durch seine Bindungskräfte erst den Aufbau grösserer, fest zusammenhaltender Zellkomplexe möglich macht. Die Haftung der Muskelbündel sowie der Muskelzellen untereinander ist demnach hauptsächlich zwei Strukturen zuzuschreiben: den desmosomenartigen Haftflächen an der Muskelzelloberfläche sowie dem vermutlichen Mucopolysaccharid-Eiweisskomplex der Basalmembran.

4.) Axon-Muskelkontakte

Zwischen den Muskelzellen eines Bündels lassen sich marklose Nervenfasern darstellen. Unsere Befunde über Feinbau von Achsenzylinder und Lemnoblast stimmen mit den Beschreibungen von CAESAR, EDWARDS und RUSKA (1957) überein. An einigen Stellen treten oberflächlich liegende, nicht von Hüllzellen umgebene Axone in engen Kontakt mit benachbarten glatten Muskelzellen. Muskelzellmembran und Zellmembran des Axons liegen hier verhältnismässig dicht nebeneinander. Sowohl das Protoplasma der Axone als auch das der Muskelzellen enthält in diesen Bereichen zahlreiche Bläschen und Mitochondrien. CAESAR vermutet in diesen Kontaktregionen deshalb Synapsen zwischen autonomen Ner-

ven und glatten Muskelzellen. RUSKA (1961) hingegen betonte, dass es im glatten Muskelgewebe keine Nerv-Effektor-Verbindungen sondern Nerv-Effektor-Gebiete gäbe. Er nannte sie in Anlehnung an JABONERO "Synapsen par distance". RUSKA bestreitet auch, dass die Erregung von einem Axon auf eine bestimmte, anatomisch festgelegte Anzahl von Muskelzellen übertragen werde. Nach seiner Meinung besteht die Aufgabe der Axone in der diffusen Verteilung erregender oder hemmender Stoffe im glatten Muskelgewebe. Auch nach unseren Befunden sind die Kontakte zwischen glatten Muskelzellen und Axonen nicht so eng wie z. B. bei den motorischen Endplatten der Skelettmuskulatur und den Synapsen des Nervensystems. Sie sind aber auch nicht vergleichbar mit den Glanzstreifen der Herzmuskulatur und den beschriebenen Kontakten der glatten Muskelzellen untereinander. Wir möchten uns daher der Ansicht JABONEROs und RUSKAs anschliessen, dass die Axone ihre Erregungen nicht auf bestimmte, benachbarte, morphologisch festgelegte Strukturen übertragen.

Zusammenfassung

Es wurde die glatte Muskulatur der Harnblase des Frosches (rana pipiens) elektronenmikroskopisch untersucht. Das Gewebe wurde in einer 1%igen Osmiumsäurelösung fixiert, in aufsteigender Alkohol- bzw. Acetonreihe entwässert und in Methacrylat und Vestopal W eingebettet. Die Ultrastruktur der glatten Muskelzelle mit Kern, Myoplasma, Zellorganellen und Zellmembran wird beschrieben. Besonders eingehend wird auf die Ausbildung von bläschenreichen Zonen, Zellwandausstülpungen und Haftflächen im Bereich des peripheren Zytoplasmas und auf die Organisation des Interzellularraumes eingegangen. Protoplasmabrücken wurden nicht gefunden. Die Oberfläche der Muskelzellen zeigt abwechselnd bläschenreiche Bezirke, in denen Mitochondrien und Ergastoplasma gehäuft vorkommen (synapsenähnliche Bereiche) und Gebiete, in denen die Myofilamente entlang der Zellmembran verdichtet sind (haftpunktähnliche Bereiche). Innerhalb bläschenreicher Zonen kommt es häufig zur Ausstülpung der Zellmembran, wobei sich die Zahl der Bläschen vermindert. Der Interzellularspalt ist zwischen benachbarten Zellen mit glatter Oberfläche schmal, zwischen Zellen mit Wandausstülpungen verschieden breit. Im Interzellularraum liegt eine basalmembranähnliche homogene bis filamentöse Substanz, die auch die Zellen gegen das Bindegewebe hin begrenzt. Kollagene Fasern findet man zwischen den Muskelbündeln; sie fehlen zwischen den Zellen eines Bündels. Marklose Nervenfasern, die von Hüllzellen umgeben sind, strahlen zwischen die Muskelzellen ein. Ihre Beziehung zu den Muskelzellen wird beschrieben. Wir fanden keine typischen Synapsen. Die Befunde wurden hauptsächlich in Bezug auf die Ausbildung mechanischer Kontakte und besonderer Strukturen der Erregungsleitung diskutiert.

Abb. 1
Lichtmikroskopische Aufnahme eines Häutchenpräparates der Froschharnblase. Die Muskelbündel durchflechten sich netzartig. Zwischen den Bündeln sind die Kerne der Bindegewebszellen und der Gefässe sichtbar. (Vergrösserung 1:224)

Abb. 2
Elektronenmikroskopische Aufnahme eines Schrägschnitts durch ein Muskelbündel. (Vergrösserung 1:2o ooo)

Abb. 3
Querschnitt durch ein Muskelbündel. X = tangentiale Anschnitte der Zellwandausstülpungen. Vergrösserung 1: 12 ooo)

Abb. 4a; 4b
Querschnitte von Muskelzellen. Der Kern (4a) zeigt Einstülpungen der doppelten Kernmembran. An den Kernpolen liegen der GOLGI-Apparat und ein multivesiculärer Körper sowie Teile des endoplasmatischen Reticulums und Mitochondrien. Mitochondrien kommen auch in den bläschenreichen Zonen (4b) entlang der Zellmembran vor. (Vergrösserung 1:24 ooo)

Abb. 5
Randzone einer Muskelzelle. Die Zellmembran zeigt eine Ausstülpung, die nur wenige Filamente enthält. An ihrer Basis befindet sich eine Häufung von Bläschen. Das Zytoplasma enthält Myofilamente, die parallel zur Zellmembran verlaufen. In den tieferen Schichten bilden sie mehrere Wirbel (Pfeil). Ausserhalb der Zelle liegen einige kollagene Fibrillen. (Vergrösserung 1:3o ooo)

Abb. 6

Querschnitte durch Muskelzellen (Methacrylateinbettung). Die Myofilamente sind vorwiegend auf den zentralen Teil der Zellen beschränkt. Die Zellmembranen zeigen dunklere und hellere Zonen. Die helleren Bereiche sind meist ausgestülpt und enthalten Bläschen. In den Ausstülpungen treten nach Kontrastierung mit Bleihydroxyd die Ribosomen deutlich hervor. Der Interzellularraum ist verschieden breit und enthält besonders entlang der Zellmembranen ein granuläres bis filamentöses Material (Basalmembran). Vergrösserung 1:4o ooo

Abb. 7a; 7b

Ausschnitte aus dem Interzellularraum zwischen benachbarten Muskelzellen. Er ist verschieden breit (1, 2, 3) und enthält granuläres Material (Pfeil). Die Zellgrenzen zeigen bläschenreiche Zonen, die ausgestülpt und verdichtete Zonen, die gestreckt verlaufen.
Vergrösserung 1:48 ooo (7a) und 1:64 ooo (7b)

Abb. 8a; 8b

Ausschnitte aus dem Interzellularraum zwischen benachbarten Muskelzellen. Die Zellmembranen verlaufen hier weitgehend gestreckt, die bläschenreichen Zonen wölben sich nicht in den Interzellularraum vor. Verdichtungszonen entstehen durch Anhäufung von Myofilamenten an der Zellmembran. Vergrösserung 1:64 ooo

Abb. 9a

Randständige Muskelzelle eines Bündels. Auf der Muskelzelle liegt eine deutliche Basalmembran. In der Umgebung Kollagenfibrillen und Anschnitt eines Fibrozytenfortsatzes. Vergrösserung 1:3o ooo

Abb. 9b

Zwei benachbarte Muskelzellen sind durch einen Interzellularraum, der Kollagenfibrillen enthält, getrennt. (Tangentialer Schnitt durch das Bündel)
Vergrösserung 1:52 ooo

Abb. 1o

Schnitt durch einen End-zu-End-Kontakt zweier Muskelzellen. Die Zellmembranen sind zum Teil nicht klar zu erkennen. (Schrägschnitt) Bläschenhaltige und verdichtete Zonen wechseln auf beiden Seiten miteinander ab, wobei sich oft gleichartige Zonen benachbarter Zellen gegenüberliegen. Vergrösserung 1:4o ooo

Abb. 11a; 11b

Anschnitte von Axonen im Interzellularraum von Muskelbündeln. Die Axone sind z. T. noch in Fortsätze von Lemnoblasten eingehüllt (A_1), z. T. liegen sie nackt im Interzellularraum (A_2 und A_3). Neben den Axonen sind runde bis ovale Zellteile angeschnitten, die Filamente enthalten. Die Axone enthalten kleine Vesicel (Pfeil) und verschieden gestaltete Einschlüsse (X).
Vergrösserung 1:4o ooo (11a) und 1:42 ooo (11b)

Verzeichnis der Abkürzungen

A = Axon

A_1 = $Axon_1$

A_2 = $Axon_2$

A_3 = $Axon_3$

B = Bläschen

BM = granulär filamentöses Material, manchmal deutliche Basalmembran

ER = endoplasmatisches Reticulum

F = Filamente

FZ = Fibrozytenfortsatz

G = GOLGI-Apparat

H = Aufhellungszone

IR = Interzellularraum

K = Kern der Muskelzelle

KE = Kerneinstülpung

KF = Kollagenfibrillen

KM = Kernmembran

KP = Kernporen

L = Lemnoblast

M = Mitochondrien

MF = Myofilamente

R = Ribosomen

V = Verdichtungszonen

ZA = Zellwandausstülpungen

ZM = Zellmembran

L i t e r a t u r

AUNAP, E. - Über die Form der glatten Muskelzellen und die Verbindungen zwischen ihnen. Ztsch. f. mikr.-anat. Forsch. Bd. 4o, 587/598 (1936).

BARFURTH, D. - Über Zellbrücken glatter Muskelfasern. Arch. mikr. Anat. Bd. 38, 38/51 (1891).

BENDA, C. - Über den feineren Bau der glatten Muskelfasern des Menschen. Verh. der Anat. Ges. ; Erg. zum Anat. Anz. Bd. 21, 214 (19o2).

BENNETT, H. S. - Personal Communication (1958).

BENNINGHOFF, A. - zit. nach HÄGGQVIST Handbuch der mikr. Anat. des Menschen II/4, Springer Berlin (1956).

BERGMANN, R. A. - Intercellular Bridges in smooth Muscle. Bull. John Hopkin's Hosp. Bd. 1o2, 195/ 2o2 (1958).

BOEKE, J. - Some Observations on the Structure and Innervation of smooth Muscle Fibers. Journ. Comp. New. Bd. 56, 27/48 (1932).

BOHEMANN, H. - Interzellularbrücken und Safträume der glatten Muskulatur. Mikr.-anat. Anz. Bd. 1o, 3o5/315 (1894).

BOZLER, E. - Electric Stimulation and Conduction of Excitation in smooth Muscle. Am. Journ. of Physiol. Bd. 122 No. 3. 614/624 (1938).

BOZLER, E. - Conduction, Automaticity, Tonus of visceral Muscle. Experientia Bd. 4, 213 (1958).

BRETTSCHNEIDER, H. - Über die Endigungsweise vegetativer Nervenfasern. Ztschr. f. Zellforsch. u. mikr. Anat. Bd. 51, 444/454 (1959/6o).

DE BRYUNE, C. - Berichtigung zu H. BOHEMANNs vorläufiger Mitteilung über Interzellular- und Safträume der glatten Muskulatur. Anat. Anz. Bd. 1o, Nr. 18, 561 (1895).

BUSACHI, TH. - Über die Neubildung von glattem Muskelgewebe. Beitr. z. allg. Path. und path. Anat. Bd. 4, Heft 2 (1888).

CAESAR, R. ; EDWARDS, G. A. ; RUSKA, H. - Architecture and Nerve Supply of mammalian smooth Muscle Tissue. Journ. of Biophys. and Biochem. Cytol. Bd. 3, 867/877 (1957).

CAESAR, R. - Elektronenmikroskopische Beobachtungen zum Verhalten der marklosen Nervenfasern im glatten Muskelgewebe. Sonderdruck aus: Verh. der Anat. Ges. auf der 55. Vers. in Frankfurt/M. 91/96 (1958).

CAESAR, R. - Über Beziehungen zwischen Feinbau und Funktion im glatten Muskelgewebe und dem spezifischen Herzmuskelgewebe. 4. Intern. Kongr. f. Elektronenmikrosk. Bd. 2, 315/321 (1960).

CAUSEY, G. - Elektron Microscopy, A Textbook for Students of Medicine and Biology. 558/559 E. and S. Livingstone LTD. Edinburgh and London (1962).

CRAVIOTO, H. - MERKER, J. - Elektronenmikroskopische Untersuchungen an den Nerven der Vagina der Ratte. Berl. Med. Sonderdruck 13, 121/128 (1962).

EDWARDS, G. A. u. RUSKA, H. - The Function and Metabolism of certain insect Muscles in Relation to their Structure. Journ. of Microsc. Science Bd. 96/2, 151/159 (1955).

EVANS, D. H. L. u. SCHILD, H. - The Reactions of plexusfree circular Muscle of Cat Jéjunum to Drugs. Journ. of Physiol. Bd. 119, 376 (1953).

FAWCETT, D. W. u. SELBY, C. C. - Observations of the fine Structure of the Turtle Atrium. Journ. of Biophys. and Biochem. Cytol. Bd. 4, 63/72 (1958).

FISCHER, E. - Vertebrate smooth Muscle. Physiol. Rev. Bd. 24, 467/49o (1944).

FLEMMING, W. - Zellsubstanz, Kern- und Zellteilung. Leipzig (1882).

FREY-WYSSLING, A. - Die submikroskopische Struktur des Zytoplasmas. Protoplasmatologia Bd. II, A/2 Wien, Springer 1955.

FROBÖSE, H. - Beiträge zur mikroskopischen Anatomie des Kaninchens: Die Schleimhautveränderungen und das Verhalten von Muskulatur und Bindegewebe während und nach der Trächtigkeit. Ztschr. f. mikroanat. Forsch. Bd. 3o, 295/4o6 (1936).

GANSLER, H. - Phasenkontrast- und elektronenmikroskopische Untersuchungen zur Morphologie und Funktion der glatten Muskulatur. Ztschr. f. Zellforsch. Bd. 52, 6o/92 (196o).

GANSLER, H. - Struktur und Funktion der glatten Muskulatur Licht- und elektronenmikroskopische Befunde an Hohlorganen von Ratte, Meerschweinchen und Mensch. Ztschr. f. Zellforsch. u. mikr. Anat. Bd. 55, Heft 5, 724/762 (1961).

GANSLER, H. - Phasenkontrast- und elektronenmikroskopische Untersuchungen zur Innervation der glatten Muskulatur. Acta Neuroveg. Bd. 22, Heft 3, (1961).

GUNN, J. A. u. UNDERHILL, S. W. F. - Experiments on the surviving mammalians intestine. Quart. Journ. of Exper. Physiol. Bd. 8, 275 (1914).

HÄGGQVIST, G. - Handbuch der mikroskopischen Anatomie des Menschen II/4, Springer, Berlin (1956).

DE HARVEN, E. - Electron Microscope Study of the human neuromuscular Junction. Journ. of Biophys. and Biochem. Cytol. Bd. 6, 7/1o (1959).

HEIDENHAIN, M. - Über das Vorkommen von Interzellularbrükken zwischen glatten Muskelzellen und Epithelzellen des äusseren Keimblatts und dessen theoretische Bedeutung. Anat. Anz. Bd. 8, 404 (1893).

HEITZMANN, N. - Microscopische Morphologie des Thierkörpers in gesundem und krankem Zustand. Wien (1883)

HUXLEY, H. E. u. HANSON - The structural Basis of the contraction Mechanism in striated Muscles. Am. N. Y. Acad. Sci. Bd. 81, 403/408 (1959).

JABONERO - Die plexiforme Synapse auf Distanz und die Bedeutung der sog. interkalären Zellen. Acta Neuroveg. Wien Bd. 19, 276/302 (1959).

KLECKI, C. - Experimentelle Untersuchungen über die Zellbrücken in der Darmmuskulatur der Raubthiere. Inaug. Diss., Dorpat (1881).

KRAUCHER, G. - Die Histiogenese der menschlichen Skrotalhaut. Ztschr. f. mikrosk.-anat. Forsch. Bd. 26, 281/308 (1931).

KULTSCHITZKY, N. K. - Über die Art der Verbindung der glatten Muskelfasern untereinander. Biol. Centralbl. 572 (1887/88).

LANDOIS-ROSEMANN - Lehrbuch der Physiologie des Menschen. Bd. II 623/624 (1962).

LEWIS, M. K. - Muscular Contractions in Tissue Culture. Carnegie Contr. to Embryol. Bd. 9, 191 (1920).

LEYDIG - Zelle und Gewebe. Bonn (1886).

MARK, J. S. T. - An Electron Microscope Study of Uterin smooth Muscle. Anat. Rec. Bd. 125, 473/485 (1956).

Mc GILL, C. - The Structure of smooth Muscle of the Intestine in the contracted Condition. Anat. Anz. Bd. 30, Nr. 17/18 (1907).

MEIGS, E. B. - Microscopic Study of living smooth Muscle. Am. Journ. of Physiol. Bd. 29, No. 3, 377 (1912).

MOORE, D. H. u. RUSKA, H. -
The fine Structure of capillaries and small Arteries. Journ. of Biophys. and Biochem. Cytol Bd. 3, 457/462 (1957).

OLLENDORFF, A. - Zur Frage der glatten Muskelfasern in der Intima der menschlichen Aorta. Anat. Anz. Bd. 38, Nr. 22/23, 569 (1911).

PALAY, S. C. u. PALADE, G. E. -
The fine Structure of Neurons. Journ. of Biophys. and Biochem. Cytol. Bd. 1, 69/88 (1955).

PEASE, P. C. - The Basement Membran: Substratum of histological Order and Complexity. Verh. 4. Intern. Kongr. für Elektronenmikrosk. Berlin Bd. 2, 139/155 (1958).

POCHE - zit. aus: Sonderabdruck aus: Verh. der Anat. Ges. auf der 55. Vers. in Frankfurt/M. 1958 p.97 VEB Gustav Fischer Verl. Jena (1959).

PROSSER, C. L.; SMITH, C. C. u. MELTON, C. C. -
Conduction of Action Potentials in the Ureter of the Rat. Am. Journ. of Physiol. Bd. 181, 651 (1955).

PROSSER, C. L. u. SPERELAKIS, N. -
Transmission in ganglion-free circular Muscle from the Cat Intestine. Am. Journ. of Physiol. Bd. 187, 536 (1956).

REVOUTSKAIA, P. - Sur la structure syncytiale du tissu musculaire lisse de l'amnion de l'embryon de poulet. Bull. Biol. Méd. exper. URSS 8, 413/416 (1939).

RICHARDSON, C. K. - Electronmicroscopic Observation on AUERBACHS Plexus in the Rabbit with special Reference to the Problem of smooth Muscle Innervation. Am. Journ. of Anat. Bd. 103, 1 ; 99/136 (1959).

DE ROBERTIS, E. et al. - On the Isolation of Nerve Endings and synaptic Vesicles. Journ. of Biophys. and Biochem. Cytol. Bd. 10, 361/372 (1961).

DE ROBERTIS, E. - Histophysiologische Aspekte der Signalübermittlung im Nervensystem. Triangel Bd. 5, Nr. 1, 76/89 (1961).

ROBERTSON, P. J. - The Ultrastructure of reptilian myoneural Junction. Journ. of Biophys. and Biochem. Cytol. Bd. 2, No. 4, 381/393 (1956).

ROLLHÄUSER - zit. aus: Sonderabdruck aus: Verh. der Anat. Ges. auf der 55. Vers. in Frankfurt/M. 1958 p. 97 VEB Gustav Fischer Verl. Jena (1959).

ROSKIN, G. - Investigation of the smooth Muscle Cell and its Fibrills with Aid of microsurgical Technique. Acad. Sci. URSS Bd. 49, 447/449 (1945).

RUSKA, H. u. RUSKA, C. - Licht- und Elektronenmikroskopie des peripheren neurovegetativen Systems im Hinblick auf die Funktion. Dtsch. med. Wschr. Bd. 86, 1697/1701 (1961).

SCHAFFER, J. - Zur Kenntnis der glatten Muskelzellen, insbesondere ihrer Verbindungen. Ztschr. f. wiss. Zoolog. Bd. 66, Heft 2, (1899).

SCHULTZE, M. - Die Stachel- und Riffzellen der tiefen Schichten der Epidermis dichter Pflasterepithelien und der Epithelkrebse. Virchow's Arch. Bd. 30, 260 (1864).

SHOENBERG, C. F. - An Electron Microscope Study of smooth Muscle in pregnant Uterus of the Rabbit. Journ. of Biophys. and Biochem. Cytol. Bd. 4, No. 4/6,609/614 (1958).

STIEVE, H. - Die Neubildung von Muskelzellen in der Wand der schwangeren Gebärmutter. Verh. Anat. Ges. Bd. 38, 27/32 (1929).

STIEVE, H. - Über die Neubildung von Muskelzellen in der Wand der schwangeren menschlichen Gebärmutter. Zkl. Gynäk. Bd. 56, 1442/1451 (1932).

STÖHR - zit. nach CAESAR, R.; EDWARDS, G. A.; RUSKA, H.: Architecture and Nerve Supply of mammalian smooth Muscle Tissue. Journ. of Biophys. and Biochem. Cytol. Bd. 3, 867/877 (1957).

SZENT-GYÖRGY, A. - Bioenergetics. Science Bd. 124, 873/875 (1956).

THAEMERT, J. C. - Further Evidence for the Presence of "Intercellular Bridges" between smooth Muscle Cells. Anat. Rec. Bd. 130, 465/466 (1958).

THAEMERT, J. C. - Intercellular Bridges as protoplasmic Anastomoses between smooth Muscle Cells. Journ. of Biophys. and Biochem. Cytol. Bd. 6, 67/70 (1959).

TRIEPEL, H. - Zu den Zellbrücken in der glatten Muskulatur. Anat. Anz. Bd. 1, Nr. 18, 501 (1897).

VERZÁR, F. - Über die Anordnung der glatten Muskelzellen im Amnion des Hühnchens. Int. Moschr. f. Anat. u. Physiol. Bd. 24, 292 (1907).

WALTER, L. - Zur Kenntnis der glatten Muskelzellen. Ztschr. ges. Anat. Bd. 81, 742 (1926).

WERNER, G. - Zur Histologie der glatten Muskulatur. Inaug. Diss. Dorpat (1894).

WHITTAKER, V. P. - zit. nach DE ROBERTIS, E.: Histophysiologische Aspekte der Signalgebung im Nervensystem. Triangel Bd. 5, Nr. 1, 76/89 (1961).

WOHLFARTH-BOTTERMANN, K. E. - Weitreichende fibrilläre Protoplasmadifferenzierung und ihre Bedeutung für die Protoplasmaströmung. Protoplasma LIV, 514/539 (1962).

WOLFF, J. - Neuere Vorstellungen über den Feinbau der Kapillarwand und ihre funktionelle Deutung. Berlin. Mediz. Bd. 13, 19/32 (1962).

L e b e n s l a u f

Am 13. 11. 1935 wurde ich, Eva-Maria Kirchner, als Tochter des Facharztes für Chirurgie und Gynäkologie Dr. med. Franz Kirchner und seiner Ehefrau Elfriede geb. Machura in Mühlhausen in Thüringen geboren. Ich besuchte von 1942 bis 1950 die Volksschule und von 1950 bis 1954 die Heinrich-Mann-Oberschule in Mühlhausen. Im Juni 1954 bestand ich die Reifeprüfung "mit Auszeichnung". Im Oktober 1954 verliess ich die SBZ und kam nach Westberlin. Hier legte ich im Sommer 1955 die Zusatz-Reifeprüfung ab und begann im Wintersemester 1955/56 an der Freien Universität Berlin mein Medizinstudium. Die ärztliche Vorprüfung bestand ich nach Beendigung des Wintersemesters 1957/58 mit dem Gesamturteil "gut". Die klinischen Vorlesungen hörte ich ebenfalls in Berlin. Das medizinische Staatsexamen schloss ich im April 1962 mit der Note "gut" ab.

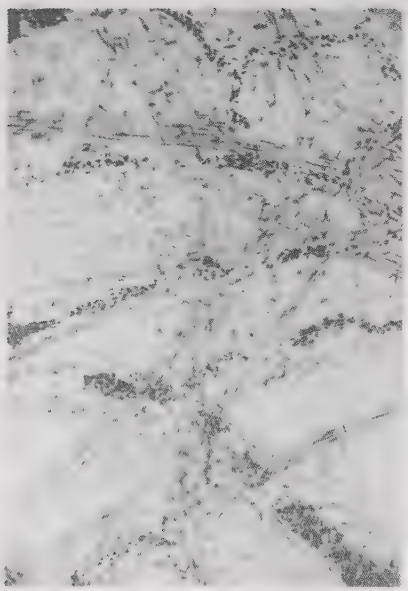


Abb. 1

Abb 2

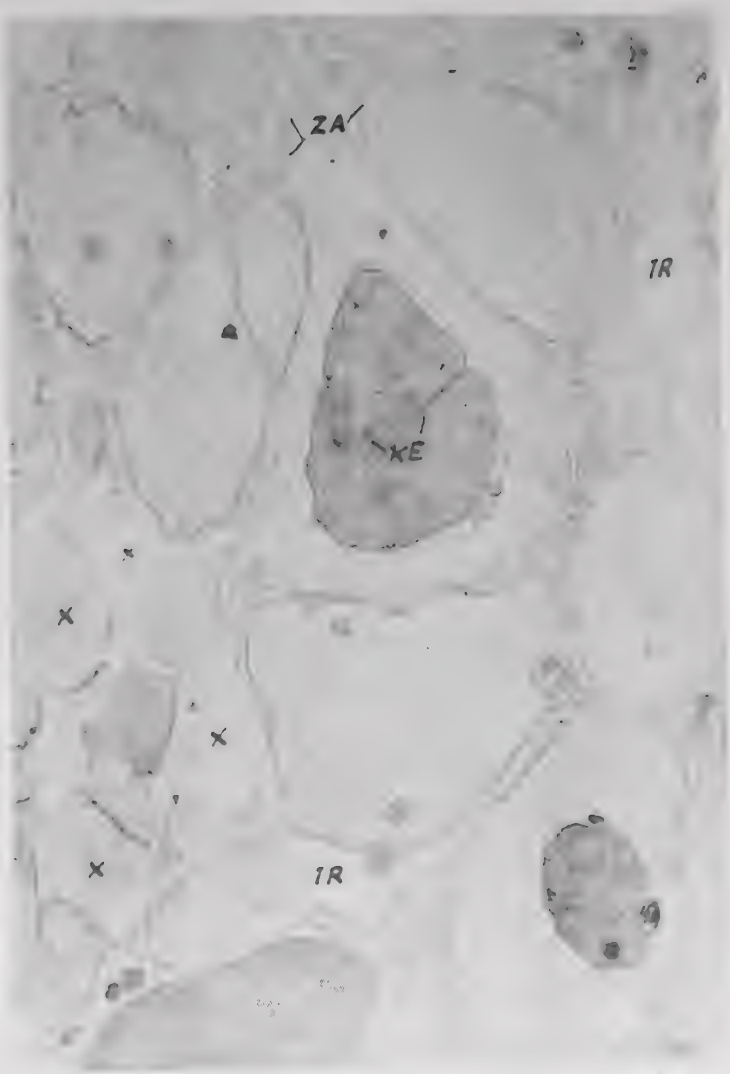
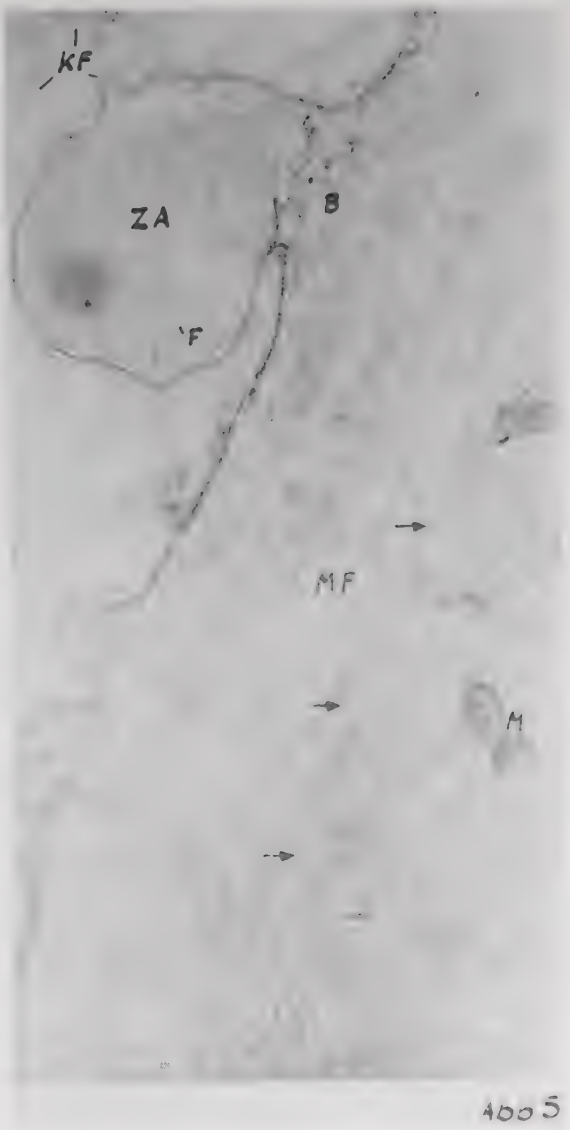


Abb 3

Abb 4a

Abb 4b


KF
ZA
B
F
MF
M
4605

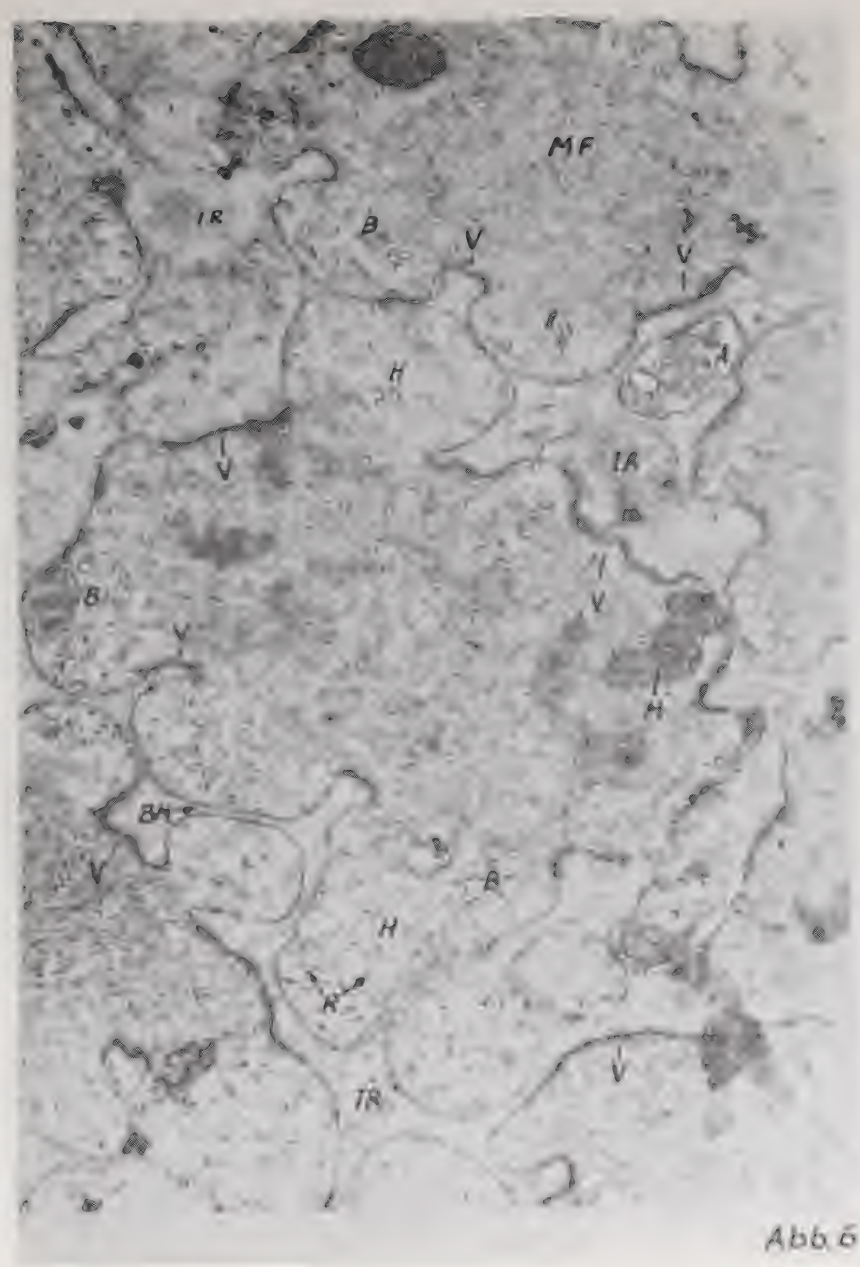


Abb. 6

Abb.7a

Abb.7b

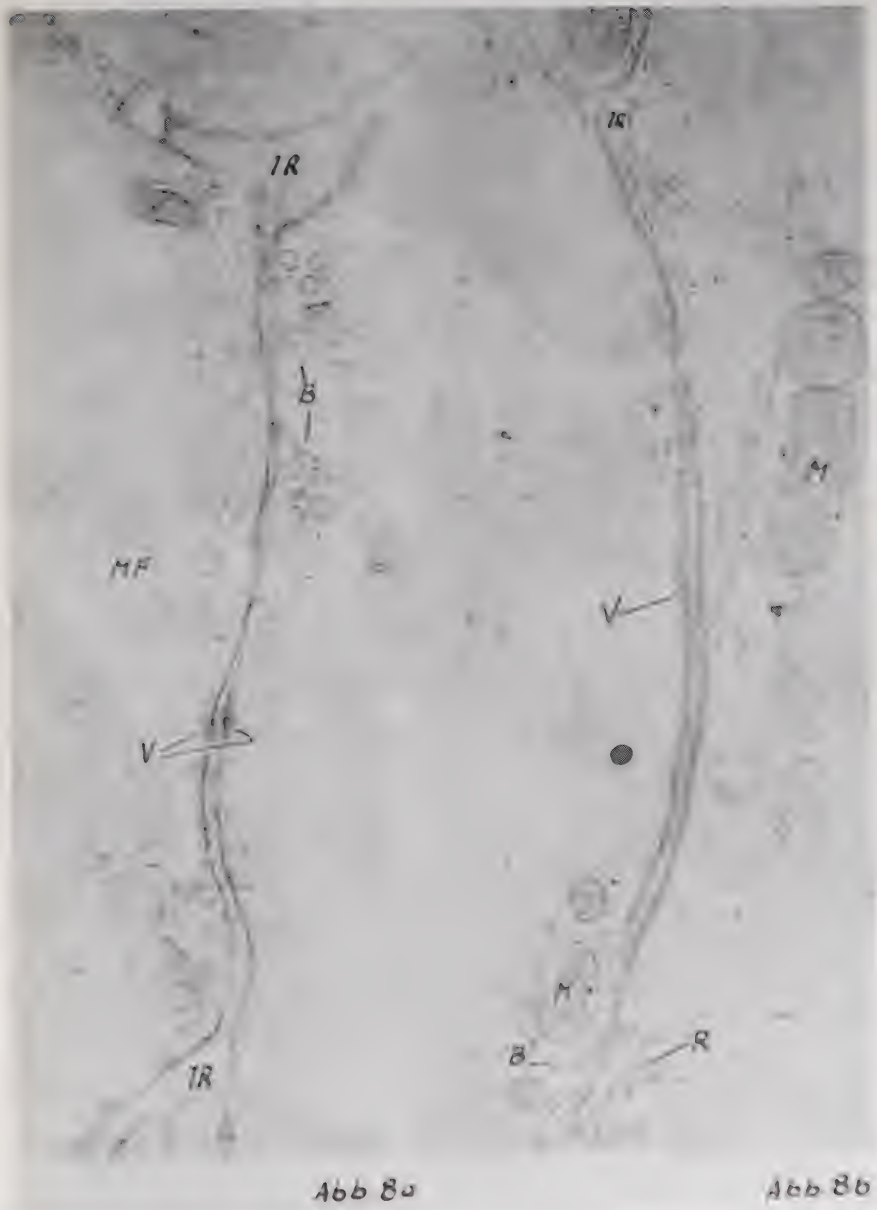


Abb 8a

Abb 8b

Abb. 9a

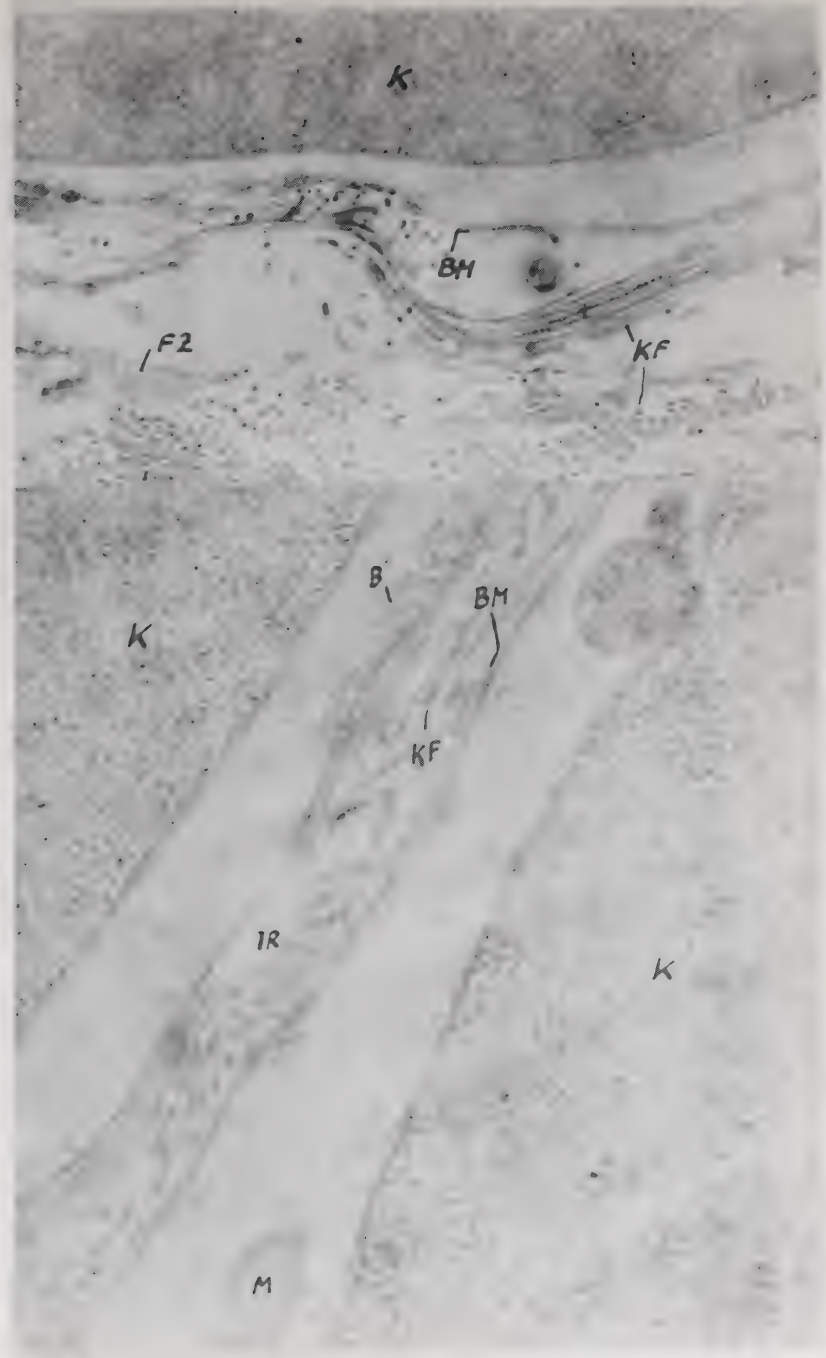


Abb. 9b

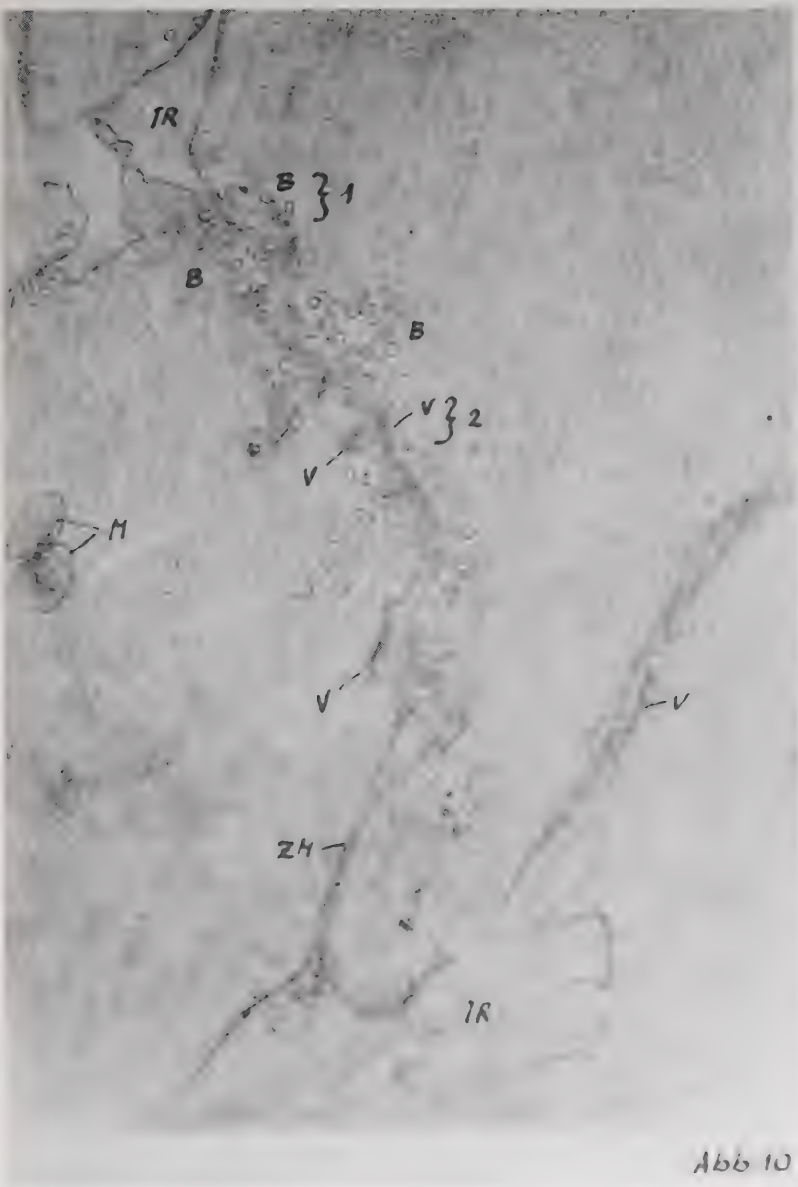


Abb 10

Abb. 11a

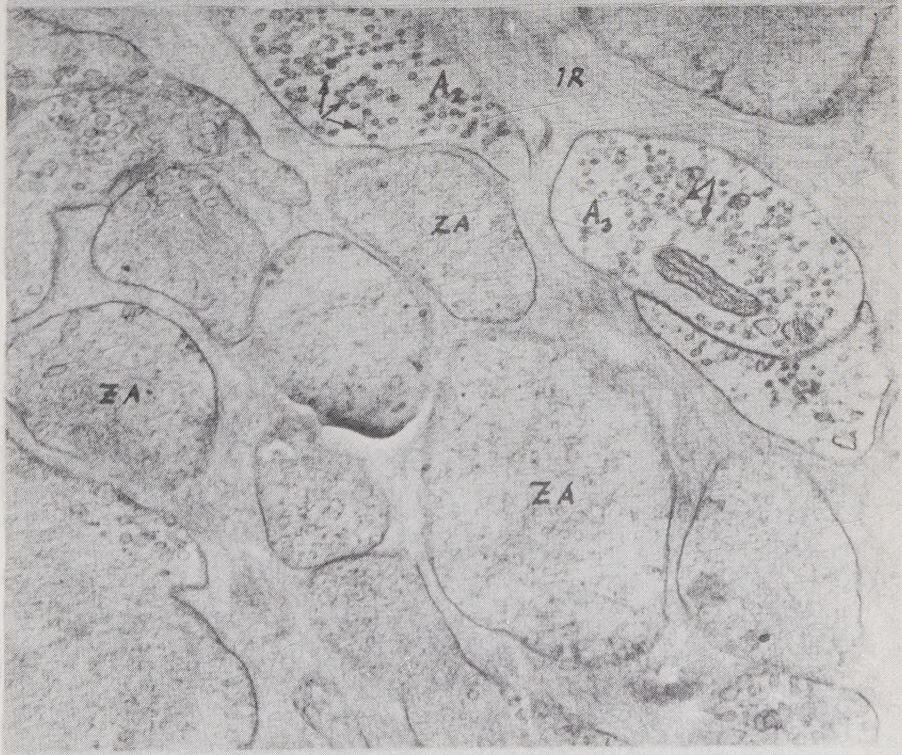


Abb. 11b